

<sup>1</sup>Т.Л. Ананина, <sup>2</sup>Р.А. Суходольская, <sup>2</sup>Т.А. Гордиенко, <sup>3</sup>А.А. Савельев

<sup>1</sup>ФГБУ «Заповедное Подлесье», t.l.ananina@mail.ru

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и недропользования АН РТ

<sup>3</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЖУЖЕЛИЦЫ *CARABUS ODORATUS* SHIL., 1996 БАРГУЗИНСКОГО ХРЕБТА (СЕВЕРНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)

На тридцатикилометровой катене Баргузинского хребта в четырех высотных выделах (побежье, низко-, средне- и высокогорье) взяты выборки жужелиц. Проведены морфометрические промеры по шести линейным признакам. На основе полученных результатов в оболочке R строили линейные модели для выяснения влияния внешних факторов среды на изменчивость формы. Показано, что форма тела самцов исследуемого вида значительно отличается от самок. На изменчивость формы наибольшее влияние оказывают высотный уровень и характер местообитания: надкрылья становятся более выпуклыми в апикально-базальном направлении. В высокогорье форма надкрылий жуков становится более выпуклой, самцы в среднегорье имеют более плоские надкрылья по сравнению с самками. Значимые изменения формы жуков наблюдаются также под влиянием характера биотопа.

*Ключевые слова:* изменчивость формы; высотная изменчивость; жужелицы; морфометрический анализ; линейные модели.

DOI: <https://doi.org/10.24852/2411-7374.2022.3.4.12>

### Введение

Исключительная важность изучения морфометрических признаков организмов совместно с многомерным подходом отмечалась еще в начале века. Такой подход обеспечивает детальное понимание изменчивости и эволюционных потенциалов этих признаков (Klingenberg, 2003). Морфометрические методы начали развиваться относительно давно (Alpatov, 1929). Они основаны на множественных измерениях признаков у определенной группы организмов, и трактовка результатов упростилась с введением в практику многомерной статистики. Среди всех организмов размер определенного органа соизмерим с общими размерами тела, это явление называется аллометрия. Под влиянием различных факторов аллометрические изменения ведут к изменению формы органа (или организма), что иногда имеет адаптивное значение и, следовательно, потенциально ведёт к микроэволюционным сдвигам.

Изучение морфологических особенностей формы организмов всегда привлекало интерес исследователей, но генетические, онтогенетические и физиологические проявления, связанные с аллометрией, оставались малоизученными (Shilington et al., 2007). Форма определяется исследователями как информация, которая остается после фильтрации данных о размере, масштабе и пространственном расположении объекта

(Monteiro et al., 2013). В основе этой методики лежит хорошо разработанный аппарат статистического анализа формы, называемый «геометрической морфометрией». Вместо «расстояний» и «углов» здесь используются координаты точек (landmarks), наложенные на плоскость в результате трансляции, масштабирования и ротации (Zelditch, 2004). В Европе геометрическая морфометрия используется уже более 30 лет в целях идентификации подвидов и криптических видов (Tofilski, 2008), оценки степени дивергенции популяций (Macagno et al., 2011), эволюции полового диморфизма (Gidaszewski et al., 2009).

Методы оценивания формы очень разнообразны, но их можно объединить в две группы: 1) Расстановка меток и последующий анализ координат этих меток (Rohlf, Bookstein, 2003); 2) Оценка расстояния между метками (out-line морфометрия), как база данных (Sukhodolskaya, Saveliev, 2017). Между этими методами не должно быть дискриминации. Многомерные методы ревалентны и одинаковы, как для первой, так и для второй группы. В своей работе мы использовали второй метод.

Цель исследования – оценка степени изменчивости формы тела жужелицы *C. odoratus* в градиентных условиях.

### Материалы и методы исследования

Исследования жужелиц были выполнены на территории Баргузинского государственного природного биосферного заповедника (Северо-Восточное Прибайкалье), на высотном профиле одноименного хребта. Здесь, по программе «Летописи природы», проводятся долговременные наблюдения животных и растений, в том числе герпетобия. Высотный профиль длиной 30 км протянулся в долине р. Давше от берега оз. Байкал до гольцов. Для удобства оперирования данными профиль разделили на четыре высотных выдела: *побережье оз. Байкал*, 454–517 м над уровнем моря; *низкогорье* (нижняя часть горно-лесного пояса) – 518–720 м; *среднегорье* (верхняя часть горно-лесного пояса), 721–1004 м; *высокогорье* (подгольцовый пояс растительности), 1005–1700 м. Десять пробных площадок расположены в биотопах: 1 – кедрач черничный (54.21104 N, 109.30123 E); 2 – лиственничник голубичный (54.21108 N, 109.39291 E); 3 – сосняк брусничный (54.23585 N, 109.41062 E); 4 – пихтарник осиновый (термы) (54.29310 N, 109.54310 E); 5 – кедрач баданово-брусничный (54.23375 N, 109.42581 E); 6 – осинник бадановый (54.23065 N, 109.43546 E); 7 – пихтарник черничный (54.21172 N, 108.47101 E), 8 – березняк парковый (54.20382 N, 109.48358 E), 9 – тундра черничная (54.20322 N, 109.49595 E), 10 – тундра лишайниковая (пустошь) (109.49595 N, 109.50139 E). К кедрачу черничному примыкали также термы, расположенные непосредственно на побережье.

Экземпляры жужелиц для морфометрических измерений выбраны из коллекционного материала количественных учетов жужелиц, отловленных почвенными ловушками на стационарных площадках высотного профиля. Модельным видом морфометрических измерений послужил жук-жужелица *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996 – байкальский подвид полиморфного сибирского вида *Carabus (Morphocarabus) odoratus odoratus* Motsch., 1844, который в Прибайкалье занимает южные позиции (Хобракова и др., 2014). Внешне эти виды слабо различимы, более точная идентификация проводится по строению полового органа эдеагуса (Шиленков, 1996). Территория обитания *C. odoratus barguzinicus* ограничена Баргузинским хребтом, он является примером молодого видообразования постплейстоценового возраста и рассматривается в качестве эндемика (Шиленков, Ананина, 2001). В то же время, в Баргузинском заповеднике *C. odoratus* – доминантный вид (доля участия среди населения жужелиц составляет 17.3%), он широко представлен во всех отделах высотного пояса (Ананина, 2015).

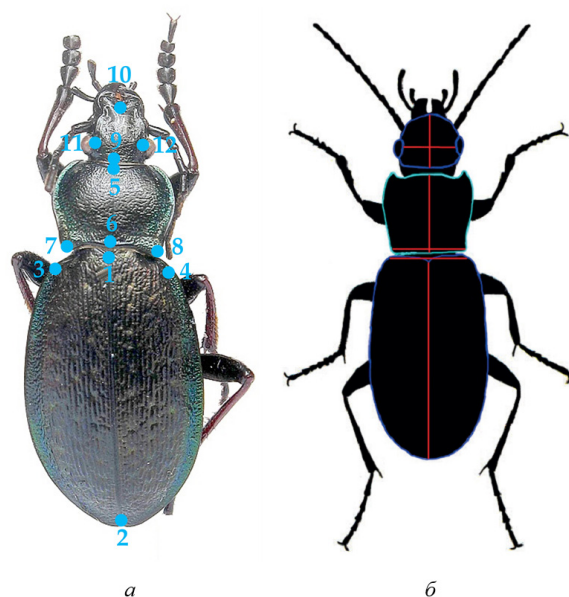


Рис. 1. Схема измерения органов *C. odoratus*: а) терминальные концы промеров (голубой цвет); б) векторное изображение промеров (красный цвет). 1-2 – длина надкрылий (расстояние по шву от середины бортика до вершины); 3-4 – ширина надкрылий (расстояние между плечевыми углами левого и правого надкрылий); 5-6 – длина переднеспинки (расстояние по средней линии от основания до вершины); 7-8 – ширина переднеспинки (ширина основания); 9-10 – длина головы (расстояние от шеи до верхней губы); 11-12 – расстояние между глазами.

Fig. 1. Scheme of measuring organs of *C. odoratus*: а) terminal ends of measurements (blue); б) vector image of measurements (red).

1-2 – length of elytra (distance along the seam from the middle of the edge to the top); 3-4 – the width of the elytra (the distance between the shoulder angles of the left and right elytra); 5-6 – length of pronotum (distance along the midline from base to apex); 7-8 – width of the pronotum (width of the base); 9-10 – head length (distance from neck to upper lip); 11-12 – the distance between the eyes.

Морфометрические промеры проводили под бинокулярным микроскопом МБС-9 при увеличении 1x8. После определения пола у каждого жука с помощью окуляр-микрометра измеряли шесть признаков тела. Морфометрические признаки и растровое изображение жука, со схемой измерений, напоминающей крест показано на рисунке 1.

Размеры «креста» соответствуют габаритам жука в экспериментальной выборке. Крайние точки приобретают координаты, которые используются в Прокрустовом анализе. На выходе получаем усредненную конфигурацию меток (consensus, «средний размер») или «масштаб жука» данного вида, «среднюю форму». В исследовании «каркасной моделью» («средним размером») жужелицы *C. odoratus* послужила форма жука высотного выдела побережья, избранного произвольно. На следующем этапе оценивали отклонение всех раз-

Таблица 1. Результаты ANOVA влияния пола, высоты и биотопа на размер *C. odoratus*

Table 1. ANOVA results of sex, altitude, and biotope impact on the size of *C. odoratus*  
( $size.aov \leftarrow aov(Pr.size \sim fSex + fSex / (fBelt + fHabitat), data = X.data)$ )

Factor	df	Sum of squares	Mean squares	F	p-level
Пол	1	98146	98146	111.61	***
Пол:высота	6	46364	7727	8.78	***
Пол:биотоп	12	138811	11568	13.15	***
Остаточная	1075	945265	879		

\*\*\*  $p < 0.001$

меров анализируемых жуков из других высотных выделов от «среднего размера» под действием тех или иных факторов. Следует пояснить, что оценивалось отклонение не исходных (измеренных окуляр-микрометром) размеров конкретных органов жука, а отклонение размеров, приведенных к единому масштабу. Иными словами, оценивалось изменение формы органов жужелиц по расстоянию в тангенциальном пространстве.

Прокрустов анализ проводили в программе R (R Development ..., 2021). В ходе анализа определялось и оценивалось направление и размах изменений компонентов формы тела жука, на основе главных деформаций (principal warps), вычисленных как собственные векторы матрицы. При этом рассчитывались частные деформации (partial warps) – проекции сравниваемых объектов на оси, определенные главными деформациями. Главные и частные деформации не являются взаимно ортогональными в многомерном пространстве (Кэндэллово пространство). Поэтому на основе частных деформаций вычисляли координаты относительных деформаций (relative warps). Координаты отклонения формы жуков от средней при действии конкретных факторов среды использовались в дальнейших анализах ANOVA, MANOVA и линейных моделях.

Среди всех факторов, оказывающих влияние на форму жужелиц в горных условиях, были выбраны, на наш взгляд, наиболее главные: пол (самцы, самки), высота над уровнем моря и местообитание (биотоп).

Всего в анализе участвовало 1000 коллекционных экземпляров жужелиц *C. odoratus*, выбранных из 10 биотопов за период 2000–2014 гг.

### Результаты и их обсуждение

Для оценки среднего размера (формы тела) жужелиц использовали размер центроида (в модели обозначен как Pr. size), который характери-

зуется мерой оценки распределения меток вокруг центра тяжести. Результаты анализа, где оценивали влияние пола, высоты и местообитания (биотопа) на средний размер жуков, представлены в таблице 1. Они показали, что на форму *C. odoratus* значимо влияет пол, при взаимодействии с факторами высоты и биотопа.

В таблице 2 приведены результаты линейной модели, которая количественно оценивает вклад каждого фактора в изменение формы *C. odoratus*.

Во всех высотных выделах форма жука значимо отличается от стандартной. Отличие отмечается также под влиянием факторов биотопа: в пихтарнике черничном и березняке парковом жуки более выпуклые, а в драче – плоские (табл. 2).

Поскольку в анализ были включены шесть морфометрических признаков, то и моделей по их изменениям (отклонениям конкретных landmarks от центроида распределения) также шесть. В таблице 3 приведены результаты только по длине надкрылий.

При анализе полученных результатов следует обращать внимание не только на статистическую значимость и величину отклонений, но и на их знак. Знак величин имеет биологический смысл: отклонение со знаком «+» означает, что при действии этого фактора контуры жука отдаляются от каркасной модели, то есть жук становится более плоским; отклонение со знаком «-» означает, что контуры жука, напротив, более «приблизены» к центру распределения меток каркасной модели, и жук – более выпуклый.

Таким образом, в высокогорье апикальные и базальные концы надкрылий жуков приближены к центроиду распределения (величина отклонения от каркасной модели значима с уровнем достоверности  $p < 0.05$ ), то есть форма надкрылий жуков в апикально–базальном направлении становится более выпуклой. В среднегорье величина отклонения значима только у самцов и имеет положительный знак, то есть самцы в среднегорье имеют более плоские надкрылья по сравнению с самками (табл. 3).

Анализ изменчивости формы других признаков показал, что в высокогорном выделе (тундре и пустоши) жуки обоих полов имеют более выпуклые надкрылья и в медиально–дистальном направлении. Также в высокогорье (тундре и пустоши), в апикально–базальном направлении более выпукла переднеспинка. Значительные изменения в высотном градиенте наблюдаются в отношении формы головы жуков. В высокогорье

Таблица 2. Результаты моделирования изменений среднего размера *C. odoratus*  
 Table 2. Results of mean size modeling in *C. odoratus*  
 (Call: lm (formula = Pr.size ~ fSex × (fBelt + fHabitat), data = X.data, weights = Wts)

Factor	Estimate	Standard error	t – values	p-level
Самцы	-20.81	5.57	-3.73	***
Побережье	NA	NA	NA	
Низкогорье	24.74	4.70	5.25	***
Среднегорье	12.14	4.77	2.54	*
Высокогорье	54.50	10.45	5.21	***
Сосняк	-0.94	4.87	-0.19	
Кедрач	15.52	4.70	3.30	***
Осинник	NA <sup>a</sup>	NA	NA	
Пихтарник	-47.76	10.41	-4.58	***
Березняк	-54.79	10.57	-5.18	***
Тундра	-9.68	5.00	-1.93	
Пустошь	NA	NA	NA	
Термы	-14.96	10.73	-1.39	
Самцы:Побережье	NA	NA	NA	
Самцы:Низкогорье	1.01	7.91	0.12	
Самцы:Среднегорье	5.69	7.62	0.74	
Самцы:Высокогорье	-5.76	18.67	-0.30	
Самцы:Сосняк	-0.51	7.82	-0.06	
Самцы:Кедрач	-6.69	7.31	-0.91	
Самцы:Осинник	NA	NA	NA	
Самцы:Пихтарник	7.14	18.59	0.38	
Самцы:Березняк	13.49	18.70	0.72	
Самцы:Тундра	-13.66	8.20	-1.66	
Самцы:Пустошь	NA	NA	NA	
Самцы:Термы	9.01	18.77	0.48	

\* p < 0.05

\*\*\* p < 0.001

<sup>a</sup> модель не определила влияния факторов / the model did not identify factors impact

она более выпуклая в обоих направлениях по сравнению с побережьем. В то же время, обитание в тундре и пустоши приводит к тому, что голова становится более уплощенной в сравнении с лиственничником, который располагается на границе двух высотных поясов – побережья и низкогорья. Практически по всем отделам тела самцы *C. odoratus* имеют более выпуклую форму по сравнению с самками.

Итоги Прокрустова анализа обрабатывали методом главных компонент. Результаты ординации главных факторов, оказывающих влияние на форму жуков, представлены на рисунках 2 и 3.

Анализ полученных результатов позволил установить, что какой-либо закономерности в расположении высотных выделов на ординатной плоскости (рис. 2) не обнаружено. Высота не является основополагающим фактором, который влияет на изменчивость формы тела *C. odoratus*. Однако высотные

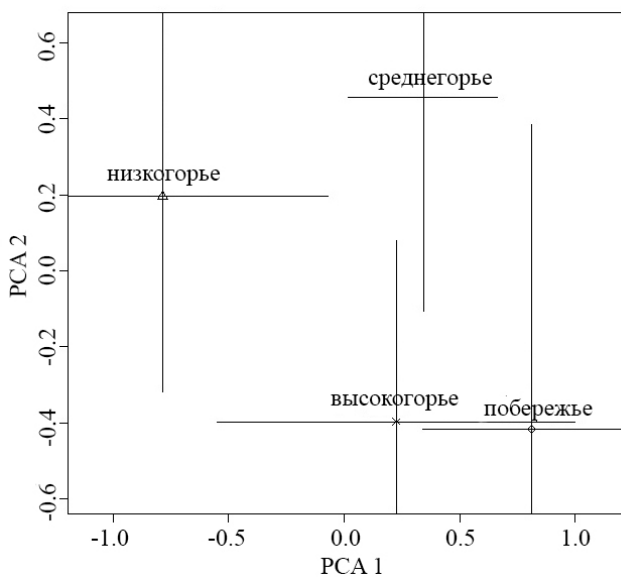


Рис. 2. Оценка влияния фактора «высота» на форму *C. odoratus*  
 Fig. 2. Factor «altitude» impact on shape in *C. odoratus*

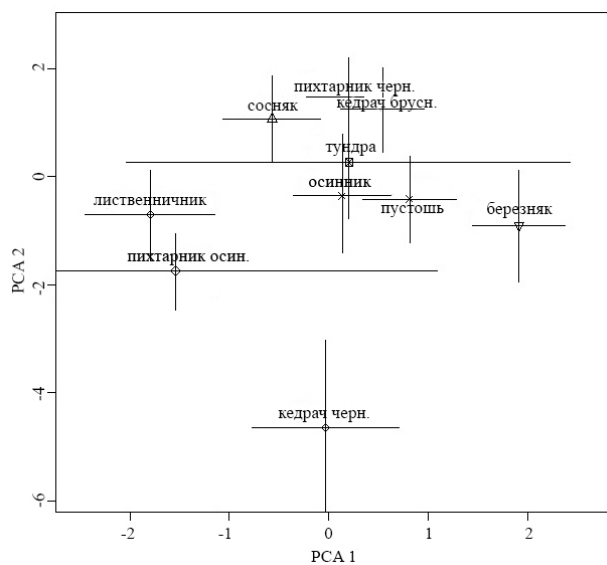


Рис. 3. Оценка влияния фактора «биотоп» на форму *C. odoratus*  
 Fig. 3. Factor «byotope» impact on shape in *C. odoratus*



Таблица 3. Отклонение апикальных и базальных концов надкрылий от центроида у *C. odoratus*

Table 3. Deviation of the apical-basal ends of the elytra from the centroid in *C. odoratus*

( $lm$  (formula =  $Var \sim fSex \times (fBelt + fHabitat)$ , data =  $Xi.data$ , weights =  $Wts$ )

Factor	Estimate	Standard error	t – values	p-level
Константа модели (базовые значения)	3.81	0.27	13.96	***
Самцы	-0.78	0.44	-1.76	
Низкогорье	0.07	0.38	0.19	
Среднегорье	-0.72	0.38	-1.87	
Высокогорье	-1.69	0.82	-2.06	*
Сосняк	-0.64	0.39	-1.65	
Кедрач	0.07	0.37	0.21	
Осинник	NA	NA	NA	
Пихтарник	1.50	0.81	1.84	
Березняк	1.15	0.83	1.38	
Тундра	0.04	0.40	0.10	
Пустошь	NA	NA	NA	
Термы	0.04	0.84	0.05	
Самцы:Низкогорье	NA	NA	NA	
Самцы:Среднегорье	0.20	0.63	0.32	*
Самцы:Высокогорье	1.50	0.60	2.47	
Самцы:Сосняк	2.28	1.46	1.56	
Самцы:Кедрач	1.22	0.63	1.93	
Самцы:Осинник	0.01	0.58	0.02	
Самцы:Пихтарник	NA	NA	NA	
Самцы:Березняк	-2.12	1.45	-1.46	
Самцы:Тундра	-1.85	1.46	-1.26	
Самцы:Пустошь	-0.34	0.66	-0.52	
Самцы:Термы	NA	NA	NA	
Самцы:Побережье	-1.04	1.47	-0.70	

\*  $p < 0.05$

\*\*\*  $p < 0.001$

выделы, высокогорье и побережье, в природе значительно удаленные друг от друга, оказались в координатных осях рядом. Вероятно, это можно объяснить сходством температурных и эдафических условий побережья оз. Байкал и высокогорных выделов (Apanina, Apanin, 2019). К тому же в этих высотных поясах у этого вида фиксируются наибольшие значения полового диморфизма (Apanina et al, 2020). Соседствующие в природе низкогорье и среднегорье в ординатных осях существенно удалены (рис. 2).

Из факторов «биотоп» отдельно на координатной плоскости стоит фактор «кедрач черничный» (рис. 3), доверительные интервалы действия других факторов перекрываются. Учитывая, что в апикально-базальном направлении форма жуков не меняется (табл. 3), можно заключить, что условия в кедраче влияют на форму других признаков

*C. odoratus*. Однако неоспоримым остается факт влияния растительности в биотопе обитания на форму жужелиц, что было зарегистрировано в наших предыдущих исследованиях (Mukhametnabiev et al., 2020).

Горные экосистемы – прекрасный пример «природных» лабораторий, где можно провести сравнительные исследования, поскольку, как правило, популяции разделены непреодолимыми барьерами и между ними, по нашему предположению (Ананина, Суходольская, 2012), отсутствуют генетические связи. Роль изоляции на значительных расстояниях была показана для популяций огневок в Иране (Zahiri, 2006), тлей в Африке, Северной и Южной Америке (Blackman, 1987). В исследованиях формы жужелиц выяснилось, что в прибрежных регионах особи имеют более удлиненный и утолщенный абдомен по сравнению с таковыми, обитающими в предгорьях Анд (Benitez et al., 2010).

Вклад региона обитания в изменчивость формы исследуемых признаков оказался значительным у жужелицы *P. niger* (Суходольская и др., 2018), показан явно выраженный долготный градиент в изменчивости формы жуков. Эти факты свидетельствуют о том, что фенотип каждого индивида является результатом взаимодействия его генотипа и среды, определённого географическими и климатическими условиями. Широтный градиент изменчивости формы показан также для жужелицы *Carabus hortensis* L. (Суходольская, Савельев, 2017). Преимуществом таких исследований можно считать использование линейных моделей, позволяющих установить, за счет действия какого конкретного фактора, важного для размерной изменчивости жужелиц, меняется форма тела особей. Данное исследование выполнено с применением аналогичных приемов

статистической обработки. Доказана роль высотного пояса в характере изменчивости формы жуков *C. odoratus*. На наш взгляд суровые условия высокогорья обуславливают изменение формы тела, адаптации организма жужелицы: более выпуклые надкрылья, переднеспинка и голова способствуют лучшему сохранению тепла. Форма тела влияет и на локомоцию (Yonehara et al., 2017). Морфологические адаптации к различным экологическим факторам отмечены и в других исследованиях карабид (Barton et al., 2011). Влияние пола на форму жужелиц было продемонстрировано методом геометрической морфометрии (Benitez et al., 2020). Отмечаются видоспецифические половые различия по изменчивости формы жуков в ответ на антропогенное воздействие (Суходольская, Еремеева, 2013), что авторы отмечают повышенный адаптационный потенциал самцов в условиях антропогенного пресса. Зафиксировано, что при значительном антропогенном воздействии (в городах) жуки становятся более выпуклыми (Суходольская и др., 2017).

### Выводы

1. У *Carabus odoratus* регистрируется половой диморфизм по форме: самцы имеют более выпуклую форму по сравнению с самками.

2. Установлена роль высотного пояса в характере изменчивости формы жужелицы *Carabus odoratus*, однако высотный градиент не просматривается, форма жуков, обитающих на побережье и высокогорье примерно одинакова.

3. На изменчивость формы жуков влияют условия биотопа: в пихтарнике черничном и парковом березняке в высокогорье жуки более выпуклые, а в кедраче – более плоские по сравнению с лиственничником побережья.

### Список литературы

1. Ананина Т.Л. Динамика численности жужелиц в горных условиях Северо-Восточного Прибайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского ун-та, 2010. 136 с.
2. Ананина Т.Л., Суходольская Р.А. О межпопуляционных связях жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в высотном поясе экосистем Баргузинского хребта на примере *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996 // XIV съезд Русского энтомологического общества. СПб, 2012. С. 19.
3. Ананина Т.Л. Биотопические предпочтения жужелиц (Carabidae, Coleoptera) Баргузинского хребта на примере *Carabus odoratus barguzinicus* Shil. // Евразийский энтомологический журнал. 2015. №14. С. 511–517.
4. Суходольская Р.А., Еремеева Н.И. Закономерности изменчивости размеров и формы жужелицы *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) // Сибирский экологический журнал. 2013. №6. С. 803–812.
5. Суходольская Р.А. Изменчивость размеров и формы жужелицы *Carabus hortensis* L. // Материалы XII Всероссийского популяционного семинара. Йошкар-Ола: ООО

ИПФ «СТРИНГ», 2017. С. 222–224.

6. Суходольская Р.А., Гордиенко Т.А., Вавилов Д.Н. Влияние факторов среды на изменчивость формы жужелицы *Pterostichus niger* Sch. // Российский журнал прикладной экологии. 2018. №3. С. 58–68.

7. Шиленков В.Г. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1996. 80 с.

8. Шиленков В.Г., Ананина Т.Л. Материалы по фауне жужелиц Баргузинского заповедника // Биоразнообразие Байкальского региона / Труды биолого-почвенного факультета Иркутского ун-та. 2001. Вып. 5. С. 26–41.

9. Хобракова Л.Ц., Шиленков В.Г., Дудко Р.Ю. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Бурятии. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2014. 380 с.

10. Alpatov W.W. Biometrical studies on variation and races of the honeybee (*Apis mellifera* L.) // Review of Biology. 1929. V. 4. P. 1–58.

11. Ananina T.L., Ananin A.A. Some results of monitoring the temperature regime in the altitude zone of the Barguzin Ridge (Northern Baikal region) // Material of the International Conference (Birmingham, United Kingdom, November 14, 2019). 2019. P. 113–121. DOI: 10.34660/INF.

12. Ananina T.L., Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. Altitudinal variation of sexual size dimorphism in ground beetle *Carabus odoratus* Shill. // GSC biological and pharmaceutical sciences. 2020. V. 12(02). P. 27–36. DOI: 10.30574/gscbps.2020.12.2.0216.

13. Barton P.S., Gibb H., Manning A.D., Lindenmayer D.B., Cunningham S.A. Morphological traits as predictors of diet and microhabitat use in a diverse beetle assemblage // Biological Journal of the Linnean Society. 2011. V. 102(2). P. 301–310. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01580.x

14. Blackman R.L. Morphological discrimination of a tobacco-feeding form from *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae), and a key to New World *Myzus* (Nectarosiphon) species // Bulletin of entomological research. 1987. V. 77. P. 713–730. DOI: 10.1017/S0007485300012219.

15. Benítez H.A., Vidal M., Briones R., Jerez V. Sexual dimorphism and morphological variation in populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae) // Journal of the entomological research society. 2010. V. 12 (2). P. 87–95.

16. Benítez H.A., Sukhodolskaya R.A., Ordenes-Claveria Rodrigo, Vavilov Dmitriy N., Ananina Tatiana L. Assessing the shape plasticity between Russian biotopes in *Pterostichus dilutipes* (Motschulsky, 1844) (Coleoptera: Carabidae) a geometric morphometric approach // Zoologischer anzeiger. 2021. V. 293. P. 163–167. DOI: 10.1016/j.jcz.2021.06.008.

17. Gidaszewski N.A., Baylac M., Klingenberg C.P. Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup // BMC evolutionary biology. 2009. V. 9. P. 110–118.

18. Klingenberg C.P. Quantitative genetics of geometric shape: heritability and the pitfalls of the univariate approach // Evolution. 2003. V. 57. P. 191–195.

19. Macagno A., Pizzo A., Parzer H., Palestini C. Shape – but not size – codivergence between male and female copulatory structures in *Onthophagus* beetles // Public Library of Science ONE. 2011. V. 6(12): e28893.

20. Monteiro A., Chen B., Ramos D., Oliver J. C., Tong X., Guo M., Wang W. K., Fazzino L., Kamal F. Distal-less regulates eyespot size and melanization in *Bicyclus* butterflies // Journal of experimental zoology. 2013. V. 320(5). P. 321–331. DOI: 10.1002/jez.b.22503

21. Mukhametnabiev T. R., Sukhodolskaya R. A., Vorobyova I. G., Antsiferov A. L., Ukhova N.L. Influence of geographic

location in area and dominant forest forming species on body shape of ground beetle *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius, 1787 (Coleoptera: Carabidae) in taiga-broadleaf gradient in Russia // Российский журнал прикладной экологии. 2020. № 1. С. 3–12.

22. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. 2021. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.R-project.org>.

23. Rohlf F.J., Bookstein F.L. Computing the uniform component of shape variation // Systematic biology. 2003. V. 52(1). P. 66–69. DOI: 10.1080/10635150390132759.

24. Shingleton A.W., Frankino W.A., Flatt T., Nijhout H.F., Emlen D.J. Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects // BioEssays. 2007. V. 29. P. 536–548. DOI: 10.1002/bies.20584.

25. Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. Impact of environmental factors on the body shape variation and sexual shape dimorphism in *Carabus granulatus* L. (Coleoptera: Carabidae) // Zoological systematics. 2017. V. 42(1). P. 71–89. DOI: 10.11865/zs.201707.

26. Tofilski A. Using geometric morphometrics and standard morphometry to discriminate three honey subspecies // Apidologie. 2008. V. 39. P. 558–563. DOI: 10.1051/apido:2008037.

27. Yonehara Y., Konuma J., Klingenberg C.P. The Use of Geometric Morphometrics in a study of shape diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). 2017. [Электронный ресурс] <http://www.biol.tsukuba.ac.jp/cbs/kokusaikouryu>.

28. Zahiri R., Sarafrazi A.M., Salehi L., Kunkel J.G. A geometric morphometric study on populations of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Crambidae) in northern Iran // Zoology in the Middle East. 2006. V. 38. P. 73–84. DOI: 10.1080/09397140.2006.10638168

29. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometric for biologists: A primer. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. 437 p.

## References

1. Ananina T.L. Dinamika chislennosti zhuzhelic v gornyh usloviyah Severo-Vostochnogo Pribajkal'ya. [Dynamics of the number of ground beetles in the mountainous conditions of the Northeastern Baikal region] Ulan-Ude, 2010. 136 p.

2. Ananina T.L., Suhodol'skaya R.A. O mezhpopyacionnyh svyazyah zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) v vysotno-poyasnom gradiente ekosistem Barguzinskogo hrebta na primere *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996 [On the interpopulation relationships of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the altitudinal belt gradient of the ecosystems of the Barguzin ridge (on the example of *Carabus odoratus barguzinicus* Shil., 1996)] // XIV s"ezd Russkogo entomologicheskogo obshchestva [XIV Congress of the Russian entomological society]. Sankt-Peterburg, 2012. P. 19.

3. Ananina T.L. Biotopicheskie preferencii zhuzhelic (Carabidae, Coleoptera) Barguzinskogo hrebta na primere *Carabus odoratus barguzinicus* Shil. [Biotopic preferences of ground beetles (Carabidae, Coleoptera) of the Barguzin ridge by the example of *Carabus odoratus barguzinicus* Shil.] // Evraziatskij entomologicheskij zhurnal [Eurasian entomological journal]. 2015. No 14(6). P. 511–517.

4. Suhodol'skaya R.A., Eremeeva N.I. Zakonomernosti izmenchivosti razmerov i formy zhuzhelic *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) [Patterns of variability in the size and shape of the ground beetle *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae)] // Sibirskij ekologicheskij zhurnal [Siberian journal of ecology]. 2013. No 6. P. 803–812.

5. Suhodol'skaya R.A. Izmenchivost' razmerov i formy zhuzhelic *Carabus hortensis* L. [Variation in the size and shape of the ground beetle *Carabus hortensis* L.] // Materialy XII Vserossijskogo populyacionnogo seminar [Materials of the XII All-Russian population seminar]. Joshkar-Ola, 2017. P. 222–224.

6. Suhodol'skaya R.A., Gordienko T.A., Vavilov D.N. Vliyanie faktorov sredy na izmenchivost' formy zhuzhelic *Pterostichus niger* Sch. [Influence of environmental factors on the variability of the shape of the ground beetle *Pterostichus niger* Sch.] // Rossijskij zhurnal prikladnoj ekologii [Russian journal of applied ecology]. 2018. No 3. P. 58–68.

7. Shilenkov V.G. Zhuzhelic roda *Sarabus* L. (Coleoptera, Sarabidae) Yuzhnoj Sibiri [Ground beetles of the genus *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) of Southern Siberia]. Irkutsk, 1996. 80 p.

8. Shilenkov V.G., Ananina T.L. Materialy po faune zhuzhelic Barguzinskogo zapovednika [Materials on the fauna of ground beetles of the Barguzin reserve] // Bioraznoobrazie Bajkal'skogo regiona: Trudy biologo-pochvennogo fakulteta Irkutskogo universiteta [Biodiversity of the Balkan region: Proceedings of the Faculty of Biology and Soil, Irkutsk state university]. Iss. 5. Irkutsk, 2001. P. 26–41.

9. Hobrakov L.C., Shilenkov V.G., Dudko R.Yu. Zhuki-zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) Buryatii [The ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Buryatia]. Ulan-Ude, 2014. 380 p.

10. Alpatov W.W. Biometrical studies on variation and races of the honey bee (*Apis mellifera* L.) // Review of biology. 1929. Vol. 4. P. 1–58.

11. Ananina T.L., Ananin A.A. Some results of monitoring the temperature regime in the altitude zone of the Barguzin Ridge (Northern Baikal region) // Material of the international conference (Birmingham, United Kingdom, November 14, 2019). 2019. P. 113–121. DOI 10.34660/INF.

12. Ananina T.L., Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. Altitudinal variation of sexual size dimorphism in ground beetle *Carabus odoratus* Shil. // GSC biological and pharmaceutical sciences. 2020. Vol. 12(02). P. 27–36. DOI: 10.30574/gscbps.2020.12.2.0216.

13. Barton P.S., Gibb H., Manning A.D., Lindenmayer D.B., Cunningham S.A. Morphological traits as predictors of diet and microhabitat use in a diverse beetle assemblage // Biological journal of the Linnean Society. 2011. Vol. 102(2). P. 301–310. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01580.x.

14. Blackman R.L. Morphological discrimination of a tobacco-feeding form from *Myzus persicae* (Sulzer) (*Hemiptera: Aphididae*), and a key to New World *Myzus* (Nectarosiphon) species // Bulletin of entomological research. 1987. Vol. 77. P. 713–730. DOI: 10.1017/S0007485300012219.

15. Benítez H.A., Vidal M., Briones R., Jerez V. Sexual dimorphism and morphological variation in populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae) // Journal of the entomological research society. 2010. Vol. 12(2). P. 87–95.

16. Benítez H.A., Sukhodolskaya R.A., Ordenes-Claveria R., Vavilov D.N., Ananina T.L. Assessing the shape plasticity between Russian biotopes in *Pterostichus dilutipes* (Motschulsky, 1844) (Coleoptera: Carabidae) a geometric morphometric approach // Zoologischer anzeiger. 2021. Vol. 293. P. 163–167. DOI: 10.1016/j.jcz.2021.06.008

17. Gidaszewski N.A., Baylac M., Klingenberg C.P. Evolution of sexual dimorphism of wing shape in the *Drosophila melanogaster* subgroup // BMC evolutionary biology. 2009. Vol. 9. P. 110–118.

18. Klingenberg C.P. Quantitative genetics of geometric shape: heritability and the pitfalls of the univariate approach // Evolution. 2003. Vol. 57. P. 191–195.



19. Macagno A., Pizzo A., Parzer H., Palestrini C. Shape – but not size – codivergence between male and female copulatory structures in *Onthophagus* beetles // Public library of Science ONE. 2011. Vol. 6(12): e28893.

20. Monteiro A., Chen B., Ramos D., Oliver J. C., Tong X., Guo M., Wang W. K., Fazzino L., Kamal F. Distal-less regulates eyespot size and melanization in *Bicyclus* butterflies // Journal of experimental zoology. 2013. Vol. 320(5). P. 321–331. DOI: 10.1002/jez.b.22503.

21. Mukhametnabiev T. R., Sukhodolskaya R. A., Vorobyova I. G., Antsiferov A. L., Ukhova N.L. Influence of geographic location in area and dominant forest forming species on body shape of ground beetle *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius, 1787 (Coleoptera: Carabidae) in taiga-broadleaf gradient in Russia // Russian journal of applied ecology. 2020. No 1. P. 3–12.

22. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. 2021. [Electronic resource]. Access mode: <http://www.R-project.org>.

23. Rohlf F.J., Bookstein F.L. Computing the uniform component of shape variation // Systematic Biology. 2003. Vol. 52(1). P. 66–69. DOI: 10.1080/10635150390132759

24. Shingleton A.W., Frankino W.A., Flatt T., Nijhout H.F., Emlen D.J. Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects // BioEssays. 2007. Vol. 29. P. 536–548. DOI: 10.1002/bies.20584.

25. Sukhodolskaya R.A., Saveliev A.A. Impact of environmental factors on the body shape variation and sexual shape dimorphism in *Carabus granulatus* L. (Coleoptera: Carabidae) // Zoological systematics. 2017. Vol. 42(1). P. 71–89. DOI: 10.11865/zs.201707.

26. Tofilski A. Using geometric morphometrics and standard morphometry to discriminate three honey subspecies // Apidologie. 2008. Vol. 39. P. 558–563. DOI: 10.1051/apido:2008037.

27. Yonehara Y., Konuma J., Klingenberg C.P. The Use of Geometric Morphometrics in a study of shape diversity of

ground beetles (Coleoptera: Carabidae). 2017. [Electronic resource] <http://www.biol.tsukuba.ac.jp/cbs/kokusaikouryu>.

28. Zahiri R., Sarafrazi A.M., Salehi L., Kunkel J.G. A geometric morphometric study on populations of the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Crambidae) in northern Iran // Zoology in the Middle East. 2006. Vol. 38. P. 73–84 DOI: 10.1080/09397140.2006.10638168

29. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometric for biologists: A primer. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. 437 p.

---

Ananina T.L., Sukhodolskaya R.A., Gordienko T.A., Saveliev A.A. **Body shape variation in *Carabus odoratus* Shil., 1996 at Barguzin ridge (Northern Baikal region).**

We sampled beetles on the thirty-kilometer catena of the Barguzinsky ridge in four high-altitude sections. Morphometric analysis included six linear traits. We used linear models in R space to reveal environmental factors impact on beetles shape variation. The latter was mostly affected by altitude and biotope characters and varied in apical – basal direction. The beetles became more convex in high mountains. Males in middle mountains were more flattened than females. Biotope type affected significantly shape variation too.

**Keywords:** shape variation; altitude variation; ground beetles; morphometric analysis; linear models.

Раскрытие информации о конфликте интересов: Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / Disclosure of conflict of interest information: The author claims no conflict of interest

#### Информация о статье / Information about the article

Поступила в редакцию / Entered the editorial office: 31.08.2022

Одобрено рецензентами / Approved by reviewers: 07.09.2022

Принята к публикации / Accepted for publication: 09.09.2022

#### Информация об авторах

Ананина Татьяна Львовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФБГУ «Заповедное Подлесье», 671623, Россия, г. Усть-Баргузин, ул. Ленина, 71, E-mail: [t\\_l\\_ananina@mail.ru](mailto:t_l_ananina@mail.ru).

Суходольская Раиса Анатольевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, 420087, Россия, ул. Даурская, 28, E-mail: [ra5suh@rambler.ru](mailto:ra5suh@rambler.ru).

Гордиенко Татьяна Александровна, научный сотрудник, Институт проблем экологии и недропользования АН РТ, 420087, Россия, г. Казань, ул. Даурская, 28, E-mail: [eiseniata@gmail.com](mailto:eiseniata@gmail.com).

Савельев Анатолий Александрович, доктор биологических наук, профессор, Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420097, Россия, г. Казань, ул. Товаршеская, 5, E-mail: [anatoly.saveliev.aka.saa@gmail.com](mailto:anatoly.saveliev.aka.saa@gmail.com).

#### Information about the authors

Tatyana L. Ananina, Ph.D. in Biology, Leading Researcher, «Zapovednoe Podlemorie», 71, Lenin st., Ust-Barguzin, 671623, Russia, E-mail: [t\\_l\\_ananina@mail.ru](mailto:t_l_ananina@mail.ru).

Raisa A. Sukhodolskaya, Ph.D. in Biology, Senior Researcher, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, 28, Daur'skaya st., Kazan, 420087, Russia, E-mail: [ra5suh@rambler.ru](mailto:ra5suh@rambler.ru).

Tatyana A. Gordienko, Researcher, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, 28, Daur'skaya st., Kazan, 420087, Russia, E-mail: [eiseniata@gmail.com](mailto:eiseniata@gmail.com).

Anatoliy A. Saveliev, D.Sci. in Biology, Professor, Kazan Federal University, 5, Tovarisheskaya st., Kazan, 420097, Russia, E-mail: [anatoly.saveliev.aka.saa@gmail.com](mailto:anatoly.saveliev.aka.saa@gmail.com).